УДК 599

И. В. Загороднюк, А. А. Федорченко

АЛЛОПАТРИЧЕСКИЕ ВИДЫ СРЕДИ ГРЫЗУНОВ ГРУППЫ SPERMOPHILUS SUSLICUS (MAMMALIA)

Алопатричні види серед гризунів групи Spermophilus suslicus (Mammalia). Загороднюк І.В., Федорченко О. О. — Таксономія та географічне поширення крапчастих ховрахів розглянуті із застосуванням каріологічних та морфометричних ознак. Показано, що популяції лівого та правого берега Дніпра належать до двох різних видів, *S. odessanus* та *S. suslicus*. Подільський ховрах має світле забарвлення, більш коротку лапку, дрібний невиразний крап, у диплоїдному наборі 36 хромосом; натомість типова східна форма має темніше забарвлення хутра, виразніше крапчасте забарвлення, інтенсивніші вохристо-бурі "підпалини" зі споду, 17 пар двоплечих хромосом (2n=34, є вторинна перетяжка). Складено списки синонімів та подано уточнену інформацію про типові матеріали.
Ключові слова: ховрахи, *Spermophilus*, таксономія, каріологія, морфометрія, поширення, видоутворення, Східна Европа.

Allopatric species among rodent group Spermophilus suslicus (Mammalia). Zagorodniuk I.V., Fedorchenko O.O. — Taxonomy and geographical distribution of spotted ground squirrels are considered with the use of karyological and morphometric characters. Left and right bank Dnieper populations are established to belong to two distinct species, *S. odessanus* and *S. suslicus*. Podolian suslik has light-colored fur, shorter foot, small paler spots, 36 diploid chromosome set, whereas eastern typical form is characteristic with darker fur color, distinct spots, intense ochre-brown dappled armpit, 17 biarmed chromosome pairs (2n=34, secondary constriction). A synonymy list compiled on primary sources, and refined information on the type materials are given.
Key words: ground squirrels, *Spermophilus*, taxonomy, karyology, morphometry, distribution, speciation, Eastern Europe.

Среди современных млекопитающих восточно-европейской фауны представители семейств беличьих и слепышовых проявляют необычное для других групп таксономическое разнообразие, определяемое наличием многих пар близких видов. Морфологические различия между видами часто размыты, их ареалы обычно не перекрываются, и границы их распространения как правило совпадают с водотоками крупнейших рек, таких как Дунай, Днепр, Волга. Таковыми являются слепыши группы *Spalax microphthalmus* и суслики подрода *Spermophilus* (Громов и др., 1965; Топачевский, 1969). Многие из их географических форм теперь рассматриваются как самостоятельные виды: если Дж. Эллерман (Ellerman, Morrison-Scott, 1951) и Б. Кузнецов (1965) относят к роду Spermophilus 6—7 видов, то И. Павлинов (1987), П. Пантелеев (1992) и И. Громов (1995) — 12—14 видов.

В пределах группы т. н. "крапчатых" сусликов благодаря их широкой географической изменчивости установлено множество таксонов видовой группы, таких как *Mus suslica* Guldenstaedt, *Mus citellus guttatus* Pallas, *Spermophilus citellus odessana* Nordmann, *Citellus suslicus averini* и *C. s. meridiooccidentalis* Migulin, *Citellus suslica volhynensis* и *C. s. ognevi Reshetnik, C. s. boristhenicus* Puzanov, которые рассматриваются теперь как подвиды *Citellus suslicus* auct. Для этого политипического вида к настоящему времени установлено наличие хромосомного политипизма (2n=34 или 36) и зон гибридизации с серым (*S. pygmaeus*) и европейским (*S. citellus*) сусликами.

Материал. Изучены коллекционные сборы сусликов со всего ареала, хранящиеся в фондах зоологических музеев Киевского университета (126 экз.), Московского университета (274 экз.), Института зоологии НАН Украины (Киев, 314 экз.), Зоологического института РАН (С.-Петербург, 107 экз.), всего 726 экз. Ревизованы все имеющиеся типовые материалы по группе "suslicus", разысканы и обозначены ранее не упоминавшиеся син- и лектотипы ряда подвидовых форм. Изучены кариотипы сусликов из ранее не исследованных частей ареала: окр. пос. Шевченково Харьковской обл. (Восточная Украина) и окр. Фастова Киевской обл. (Правобережье Днепра, Центральная Украина).

Таксономическая история. *Spermophilus suslicus* (Guldenstaedt, 1770) описан по материалам из "Воронежских степей" и одновременно *как Mus citellus guttatus* Pallas (1770) по материалам из Чувашии (Павлинов, 1987) — приоритет названия Гюльденштедта установлен по предшествованию в страницах. Позднее из окр. Одессы была установлена форма *Spermophilus citellus odessana* (Nordmann, 1840; см. ниже). В дальнейшем вид был подразделен на три подвида — *Citellus suslicus suslicus* (к востоку от Донца), *C. s. averini* (левобережье Днепра) и

C. s. meridiooccidentalis (Причерноморье) (Мигулин, 1927); описания П. Палласа и А. Нордмана остались ему неизвестными. Через 20 лет Е. Решетник (1946, 1948) пересматривает взгляды А. Мигулина и описывает два новых подвида — *C. s. volhynensis* для одного из северо-западных изолятов и *C. s. ognevi* для Бессарабии. И, наконец, И. Пузанов (1958), обсуждая закономерности географической изменчивости южных сусликов, устанавливает новый подвид *C. s. boristhenicus*.

Все последующие исследования можно интерпретировать как неудачные перетасовки подвидов, синонимов и ареалов, завершившиеся признанием всех пяти таксонов в ранге подвидов, из которых *guttatus* указывается для территории от Орла и Тамбова до Сиверского Донца и также для междуречья Днестра и Буга, *ognevi* — для междуречья Днепра и Прута, а *boristhenicus* — для междуречья Днепра и Буга (Громов, Ербаева, 1995: 115). При этом очевидна тенденция всех исследователей привязать подразделения вида к гидрографическим регионам (Решетник, 1948; Загороднюк, Федорченко, 1995).

Морфологическая изменчивость. Подвид *guttatus* характеризовался П. Палласом как форма европейского суслика с интенсивно выраженным крапчатым рисунком меха спины (*guttatus* — крапчатый). А. Мигулин (1927) отметил темную пеструю окраску и крупные размеры харьковских сусликов (*averini*) и противопоставил их светлым мелким одесским *meridiooccidentalis* и типичным светлым донским *suslicus* (s. str.). Е. Решетник (1946) установила подвид *ognevi* как мелкую светлоокрашенную форму, а *volhynensis* как крупную также светлоокрашенную форму с крупным крапом. И. Пузанов (1958), явно в продолжение крайне интересных наблюдений П. Палласа, А. Нордмана и А. Браунера, устанавливает наиболее светлый *pygmaeus*-подобный подвид *boristhenicus* из Херсона. Подчеркнем, что размеры тела и окраска меха изменяются географически в широких пределах, авторы часто устанавливают различия, не исследуя промежуточные формы.

Общей тенденцией географической изменчивости вида является усиление темноты окраски меха, укрупнение и четкость “крапа”, развитие охристо-бурых подпалин на брюхе и некоторое увеличение размеров тела, с юга на север, причем эта закономерность прослеживается не только на уровне “подвидов” *S. suslicus*, но и при рассмотрении всех восточноевропейских форм *Spermophilus* (последнее, однако, затрудняет поиск зон контакта ареалов и определение истинно гибридных популяций). Материалы по морфометрической изменчивости географических форм *S. suslicus* (s. l.) сведены в табл. 1.

В целом проявляется направленная изменчивость и южные популяции, как правило, по размерам тела мелче северных; отмечается также укрупнение вида к востоку. Особое положение занимают волынские суслики, описанные Е. Решетник (1946) как особый подвид-изолят. Однако, данные по распространению сусликов в Полесье, Розточье и Белоруссии, а также типичные для надвида в целом размеры сусликов северо-западных популяций позволяют предположить, что в описание *vohlynensis* вкралась ошибка и длина тела измерялась вместе с хвостом (L'=L+Ca), при пересчете L'=203 мм. По комплексу анализируемых признаков — L, Ca, Pl и L/10, Ca/L (%), Pl/L (%) — совокупная выборка подразделяется на два кластера, в целом соответствующие двум макрогеографическим популяциям Лево- и Правобережья Днепра (рис. 1).

Кариотипическая дифференциация. Хромосомные числа и иные кариотипические особенности *S. suslicus* (s. l.) не являются стабильными и изменяются географически в широких для сусликов пределах (табл. 2). Это показали уже первые результаты кариотипирования географических популяций этого полиморфного вида (см. Воронцов, Ляпунова, 1969). Типичная форма имеет в диплоидном наборе 17 пар двуплечих хромосомы, 4-я размерная пара со вторичной перетяжкой в длинном плече, 2n=34, NF=68.

Таблица 1. Промеры тела (M±SD, мм) в выборках крапчатых сусликов из Восточной Европы по материалам зоологических музеев

Table 1. Body measurements (M±SD, mm) in *Spermophilus suslicus* samples from Eastern Europe based on materials of zoological museums

Выборка (таксон)	*n*	*L*	*Ca*	*Pl*	*Au*
36-хромосомные суслики:					
Полесье и Розточье (*volhynensis*)					
Польша, Slavecin*	44	198,9±11,84	42,2±4,34	33,7±1,07	-
Польша, Chomeciska*	90	207,0±7,18	40,4±4,80	33,4±1,83	-
Киверцы, Олыка (типы)	15	253,6±9,92	50,1±5,50	28,9±0,77	6,6±0,32
Барановичи и Мир	29	195,1±15,56	42,8±5,31	32,2±2,25	-
Подольская возвышенность (*ssp.*)					
Прикарпатье, Рогатин	2	217,5±10,61	38,0±0,00	33,5±0,71	10,5±2,12
Подолия: Чортков, Борщев, Токи	14	207,4±20,39	36,3±7,36	31,2±1,56	8,4±1,41
Бессарабия (*ognevi*)					
Сев. Молдавия, Корнешть	10	198,5±9,10	38,5±4,27	29,9±1,45	7,4±2,64
Кишинев, Оргеев (топотипы)	46	195,2±9,08	38,9±4,22	30,6±1,67	7,4±1,54
Буджак: Килия, Белгород	15	196,5±9,09	38,9±4,13	29,7±2,15	8,6±1,64
Причерноморье (*odessanus*)					
Одесса (топотипы**)	15	201,6±12,30	43,1±5,65	31,7±1,91	-
Приднепровье (*boristhenicus*)					
Никополь, Кировоград	5	199,0±12,45	34,9±2,29	32,0±2,33	8,3±1,92
Кагарлык, Канев, Ржищев	24	196,0±15,32	47,4±10,83	30,2±1,95	8,0±2,45
34-хромосомные суслики:					
Левобережная Украина, Курск (*averini*)					
Полтава и Березань	2	199,5±9,19	34,5±4,95	33,0±0,00	8,0±0,00
Харьков (лектотипы**)	8	198,8±6,98	46,8±8,94	30,6±0,79	4,0±1,41
Курская обл.	15	191,7±14,23	37,0±5,81	30,3±3,31	9,4±2,15
Восточная Украина и Россия (*suslicus*)					
Купянск и Бурлук**	10	210,4±9,27	45,7±4,82	32,2±2,46	9,4±2,63
Воронежская обл.	6	208,7±11,06	42,3±4,76	32,3±2,08	9,3±1,54
Стрельцовская степь	46	204,4±11,25	37,5±5,36	31,5±2,17	6,9±1,55
Россия (*guttatus*)					
Тульская, Московская обл.	5	204,2±9,36	40,4±4,51	32,51,96	7,01,19
Саратовская обл.	5	207,4±11,41	40,8±7,54	32,8±0,96	10,5±0,71

* по данным из работы (Surdacki, 1958). ** Эти выборки в основном из сборов А. Мигулина, дополнены промерами 5-6 топотипов (по данным из: Мигулин, 1927). Учитывались только промеры животных с длиной тела более 175 мм.

Такой кариотип описан для сусликов из Поволжья (Саратовская обл.: Denisov et al., 1969) и Центрального Черноземья (Курская обл.: Орлов и др., 1969). Для популяции из Стрельцовской степи (Меловое) указано сходное с S. pygmaeus 2n=36 и NF=72, но имеется типичная для соседних популяций вторичная перетяжка (Воронцов, Ляпунова, 1969). Подобный кариотип с

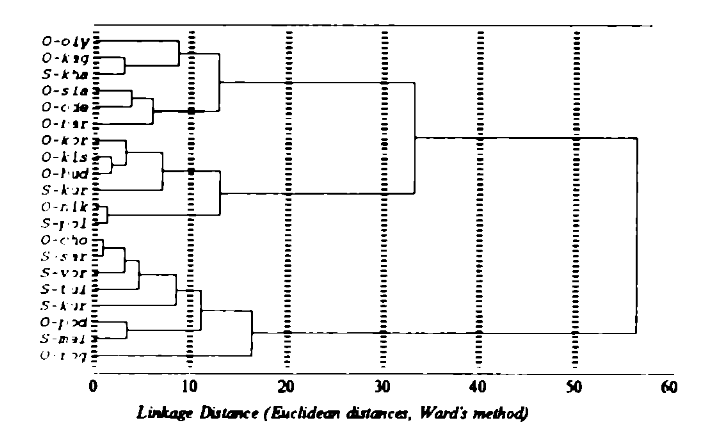


Рис. 1. Структура сходства географических выборок крапчатых сусликов по промерам и пропорциям тела. Метрика дистанций — Евклидова дистанция, расчет по данным табл. 1. Вверху — кластеризация методом Уорда, внизу - распределение выборок вдоль 1-й (абсцисса) и 2-й (ордината) осей многомерного шкалирования. Белые значки — выборки, происходящие к западу от Днепра (*odessanus*), залитые — к востоку от Днепра (*suslicus*).

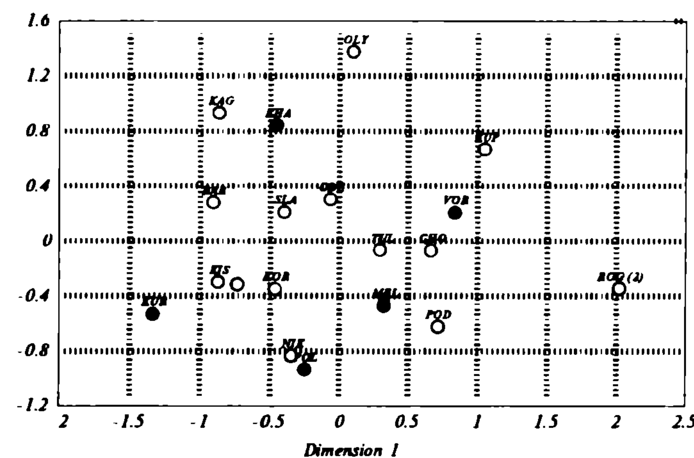


Fig. 1. Pattern of spotted souslik geographic samples similarity based on body dimensions and indices. Distance metric is Euclid distance, calculated upon data shown on table 1. Above — clusterization using Ward's method, below — samples distribution is shown along 1st (abscissa) and 2nd (ordinate) axis of multidimensional scaling. White circles — samples originated westwards of Dnieper (*odessanus*), solid circles — eastwards of Dnieper (*suslicus*).

2n=36 в дальнейшем установлен для сусликов из Северо-Западного Причерноморья, а именно Одесской и Николаевской областей (Н. Черный, личн. сообщ.; Белянин, Гайченко, 1984). При более высоких значениях 2n=36 и NF=72, вторичная перетяжка у этой формы отсутствовала и такой кариотип идентифицировали как «хромосомы малого под шкуркой крапчатого» (Н. Черный, В. Гайченко, личн. сообщ.).

В дальнейшем значительное внимание уделено межпопуляционным различиям в распределении гетерохроматина и локализации NORs (Кораблев и др., 1991; Korablev, 1993), но факт наличия двух хромосомных рас остается неоспоримым так же, как вот уже 25 лет остается актуальным кариологическое исследования заведомо новых географических популяций крапчатых сусликов. Кариологически исследованные нами суслики из Харьковской обл. принадлежат к 34-хромосомной расе (со вторичной перетяжкой). В то же время суслики из окр. Фастова, т. е. наиболее северной популяции правобережного Приднепровья, имеют 2n=36 и по особенностям кариотипа не отличимы от сусликов, исследованных ранее из Одесской и Николаевской обл. (табл. 2). Очевидно, что последняя форма населяет все Правобережье Днепра (см. рис. 2).

Таксономия и диагностика. Данные по пространственно-кариотипической дифференциации крапчатых сусликов свидетельствуют о высокой степени их таксономической неоднородности. С одной стороны, регистрируемые различия сравнимы или даже превышают отличия каждого из них от

Таблица 2. Хромосомные числа сусликов группы Spermophilus suslicus из различных географических популяций*

Table 2. Chromosome numbers in sousliks of Spermophilus suslicus group from different geographic populations

Местность	2n	NF	SC	n	Источник
Популяции к западу от Днепра:					
Киевская обл., Фастов, 15 км ЮЗ	36	72		3	Загороднюк, Федорченко, 1995
Николаевская обл. (без локалитета)	36	72	-	?	Белянин, Гайченко, 1984
Николаевская обл., Мигея, окр.	36	72		3	Korablev, 1994; личн. сообщ.
Одесская обл., Одесса, окр.	36	72		4	Korablev, 1994; личн. сообщ.
Одесская обл. (без локалитета)	36	72	-	?	Белянин, Гайченко, 1984
Молдавия обл. (без локалитета)	36	72		?	Белянин, Гайченко, 1984
Популяции к востоку от Днепра:					
Харьковская обл., Шевченково, 7 км зап.	34	68	+	2	сведения авторов
Харьковская обл., Харьков, окр.	34	68	+	2	Korablev, 1994; личн. сообщ.
Луганская обл., Стрельцовская степь**	36?	72?	+	?	Воронцов, Ляпунова, 1969
Луганская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Белянин, Гайченко, 1984
Курская обл., Центр.-Черноземный зап-к	34	68	+	2	Орлов и др., 1969
Воронежская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Белянин, Гайченко, 1984
Московская обл., Кропотово	34	68	+	2	Korablev, 1994; личн. сообщ.
Тамбовская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Белянин, Гайченко, 1984
Пензенская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Белянин, Гайченко, 1984
Пензенская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Korablev, 1994
Саратовская обл., "Самойлов"	34	68	+	?	Denisov et al., 1969
Саратовская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Белянин, Гайченко, 1984
Волгоградская обл. (без локалитета)	34	68	+	?	Белянин, Гайченко, 1984
Ульяновская обл., Николаевка, 12 км ЮВ	34	68	+	12	Korablev, 1994; личн. сообщ.
Другие виды из Восточной Европы:					
S. citellus, Молдавия, Оргеев	40	70	-	?	Воронцов, Ляпунова, 1969
S. pygmaeus, Калмыкия, с/х Полынный	36	72		6	Воронцов, Ляпунова, 1969
S. pygmaeus, Астрахань, левобережье	36	72	-	3	Воронцов, Ляпунова, 1969
S. pygmaeus, Волгоград, Камышин	36	72	-	?	Denisov et al., 1969
S. pygmaeus, Волгоград, правобережье	36	72	-	6	Орлов и др., 1969
S. pygmaeus, Херсонщина, Аскания-Нова	36	72		1	
S. musicus, северное Приэльбрусье	36	72		1	Орлов и др., 1969
S. musicus, Приэльбрусье, р. Баксан	36	70?	-	?	Воронцов, Ляпунова, 1969

* хромосомные числа: 2n — диплоидное число хромосом, NF — число хромосомных плеч, SC — вторичная перетяжка (длинное плечо 3-й пары).
** такой кариотип следует рассмаривать как результат отдаленной гибридизации *S. suslicus* (s. str.) x *S. pygmaeus*.

S. pygmaeus, обычно относимого к особому подроду *Colobotis* и с которым *S. suslicus* образует гибридные популяции. С другой стороны, ни для одного из видов сусликов не известна подобная степень кариотипической дифференциации (политипизм), и все подобные пары (например, *xanthoprymnus-citellus, undulatus-parii* или *major-erythrogenys*) ныне рассматриваются как само-

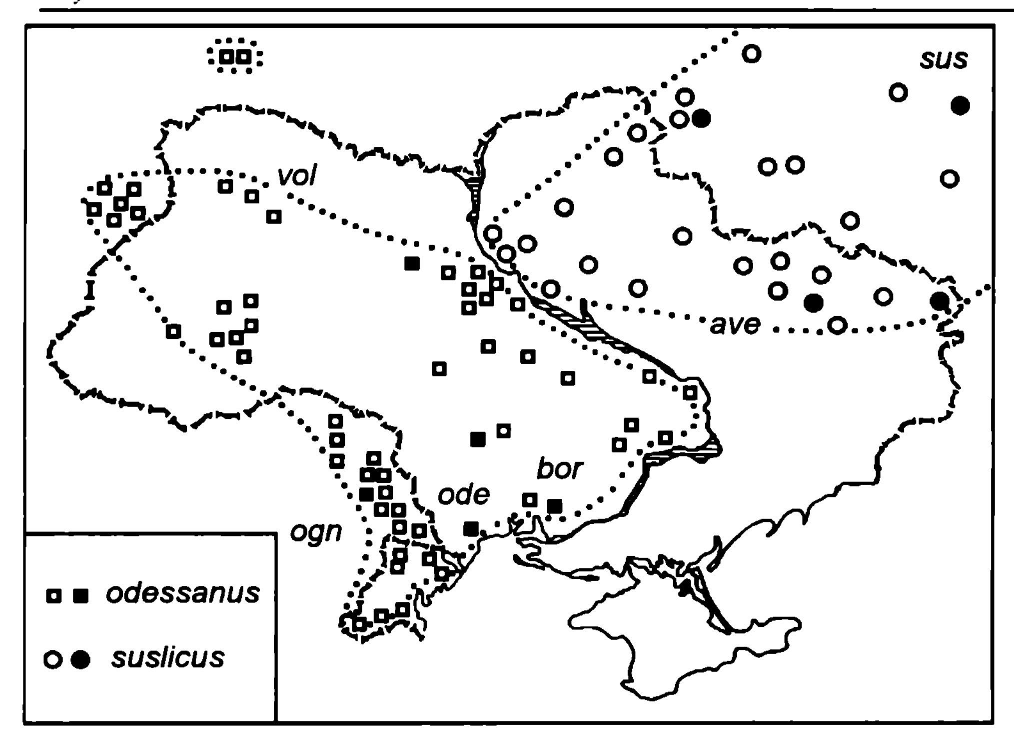


Рис. 2. Географическое распространение и типовые местонахождения восточно-европейских форм крапчатых сусликов. Типовые местонахождения обозначены тремя первыми буквами латинских названий таксонов. Залитые значки — кариотипически датированные сведения: 2n=36 для *S. odessanus* (к западу от Днепра), 2n=34 для *S. suslicus* (s. str., к востоку от Днепра).

Fig. 2. Geographic distribution and type localities of the East-European spotted sousliks. Type locality names abbreviated with three first characters of the taxa names. Solid signs indicate the karyotypically confirmed data: 2n=36 in *S. odessanus* (westwards of Dnieper), 2n=34 in *S. suslicus* (eastwards of Dnieper).

стоятельные виды (Громов, 1995). И, наконец, между этими двумя расами существует типичный для иных видовых пар сусликов зоогеографический барьер: Днепр не только разделил эти две формы, но и остановил продвижение на запад суслика серого (и еще 9 иных видов млекопитающих). Все это наблюдается на фоне четкой дифференциации популяций по окраске и, отчасти, размерам тела. *S. odessanus* имеет светлый окрас и слабо выраженный крап; номинативная форма *suslicus* характеризуется темной окраской, хорошо выраженным крапом на спине и ярко-рыжими подпалинами по всему брюху и, особенно, в «подмышках» на фоне белесой окраски груди.

Фактически на эти же две формы (право- и левобережных), судя по упоминаемым материалам, подразделял сусликов А. Мигулин (1927, 1938) — *averini* и *meridiooccidentalis*. Е. Решетник прямо пишет: «следует отметить, что более близки по окраске крапчатые суслики из быв. Бессарабии к одесским, кировоградским, и резко отличаются от *Citellus suslica guttatus* Pall. из Харьковской, Курской и Рязанской областей» (1936: 26). И. Сокур и Н. Филипчук (1977), сравнивая морфологические особенности полтавских и херсонских сусликов, интерпретируют выявленные отличия адаптивными соображениями, в частности, различиями в плотности грунтов как субстрата норения. Но особенно последовательными в признании таксономической гетерогенности группы были кариологи (Воронцов, Ляпунова, 1969; Гайченко, Белянин, 1984).

Список синонимов каждого из видов включает 5 названий: *S. suslicus* объединяет таксоны *suslica* (s. str.) из Центрального Черноземья, *guttatus* (syn. *leucopictus*, *guttulatus*) из Поволжья и *averini* из Восточной Украины; *S. odessanus* — *odessana* (s. str., syn. *meridiooccidentalis*) из Северо-Западного Причерноморья, *volhynensis* из северо-запада Украины, *boristhenicus* из Приднепровья. Информация об их типах и первоначальных описаниях сведена ниже, типовые местонахождения указаны на рис. 2.

Spermophilus odessanus Nordmann — суслик подольский

1840. *Spermophilus citillus* (sic) var. *odessana* Nordmann (1840: 27-31, Atlas: Mammiferes, Pl. 3); в самом тексте видового очерка новый таксон не устанавливается; А. Нордман указывает, что «суслик из-под Одессы более мелкий и его пятна более светлые, чем у таковых же из Крыма. Я считаю, ... что это не два различных вида. Я откапывал не раз старых самок, которые не имели ясно различимых светлых пятен, но шкурки малышей которых были усеяны мелким бисером. Эти старые самки очень близки к Arctomys concolor» (=*xanthoprymnus*). Тип: неизвестен, им, вероятно, является иконотип в Атласе Нордмана (1840/1842?). Типовое местонахождение: Украина, окр. Одессы.

1927. *Citellus suslicus meridio-occidentalis* Migulin. Типы: по А. Мигулину (1927), "типы" (синтипы) № 317-322 (24.05.1926); лектотип (обозначается здесь) — кол. ИЗК, экз. № 2245/170 (25.05.1926, А. Мигулин, самка, авт. № 317, L=207, Ca=50, Pl=32); в коллекции ЗИН имеется экз. № 17587 с этикеткой «№ 318, самка, C. s. meridio-occidentalis, Одесса, L=210, Ca=50, Pl=32, 25.05.1926, из коллекции Мигулина»; в коллекции ЗММУ выявлен экз. № S11360 (череп и шкурка) с этикеткой «№ 320 самка, Citellus suslica, окр. Одессы, 24.05.1925, cotypus meridio-occidentalis Migulin, череп!», без промеров (по первоописанию, у этого экз. L=204, Ca=48, Pl=33 мм). Типовое местонахождение: Украина, Одесса, окр.

1946. *Citellus suslica volhynensis* Reshetnik (Решетник, 1946: 25). Типы: по Е. Решетник (1948), тип — самец № 3510 (8.09.1940) и 23 котипа в ИЗК; при изучении коллекции ИЗК выявлены 15 экз. из Олыки, в т. ч. упомянутый тип и паратипы № 2204-2217 и 2246; (по Решетник, 1940 — 18 котипов утеряно); этикетка типа — «№ 2246/171 (инв.), самец, № 3510 (авт.), 9.09.1940, Решетник, L=255, Ca=55, Pl=28,3, Au=6,5; Олыка, C. s. volhynensis, ТИП». Типовое местонахождение: Украина, Волынская обл., Киверцывский р-н, с. Олыки, окр.

1946. *Citellus suslica ognevi* Reshetnik (Решетник, 1946: 27). Типы: по Е. Решетник (1948), тип — самка № 10 (27.05.1941) и 22 котипа в ИЗК (еще 40 утеряно во время войны); в коллекции ИЗК выявлены упомянутый тип и 23 синтипа (т. е. имеющих авторскую запись «ognevi котип», эти и еще 21 экз. из той же серии происходят из многих мест Днестровско-Прутского междуречья от Килии на Дунае до Оргеева в Центральной Молдавии), на этикетке типа указано «№ 2298 (инв.), C. s. ognevi, самка, № 10 (авт.), L=202, Ca=41, Pl=31, Prov. Bessarabija, Distr. — Kishenew, 27.04.1941, Reshetnik, ТИП»; коллекционные номера паратипов из окр. Кишинева — № 2291-2293, 2295, 2297, 2308, 2309, 2311-2313, 2315, 2316, 2325; в кол. ЗММУ обнаружено 9 паратипов — № S42203-S42207 и S73274-S73277 из сборов Е. Решетник в окрестн. Кишинева (два первых) и Килии («Wasiliwka, Kiliya, 1941, ognevi»). Типовое местонахождение: Молдавия, Кишинев, окр.

1958. *Citellus suslica boris thenicus* (sic!) Puzanov (Пузанов, 1958: 208). Тип: неизвестен (упоминаются 6 экз. из окр. Херсона), в каталоге коллекций Зоологического музея Одесского ун-та экземпляры с подобными этикеточными данными не значатся и в коллекции не выявлены (В. Лобков, личн. сообщ.). Типовое местонахождение: Украина, Херсон, окр. (необоснованно «Украина, западные области» — Павлинов, 1987).

Spermophilus suslicus Guldenstaedt — суслик крапчатый

1770. *Mus suslica* Guldenstaedt (1770: 389; в резюме на с. 36 — "предописание" таксона с названием и диагнозом). Тип: неизвестен. Типовое местонахождение: «Воронежские степи», Российская Федерация, Воронежская обл. (между Воронежем и Тамбовом — Воронцов, Ляпунова, 1969).

1770. *Mus citillus* (sic) *guttatus* Pallas (1770: 566, fig. 2). Тип: неизвестен. Типовое местонахождение: Российская Федерация, Нижегородская обл., Чувашия, р. Пьяна и р. Сура. Название долгое время использовалось в качестве пригодного видового для крапчатых сусликов. *Arctomys citellus leucopictus* Donndorff, 1792 и *Spermophilus guttulatus* Schinz, 1845 — nom. nov. pro *guttatus* Pallas (Ellerman, Morrison-Scott, 1951: 508).

1927. *Citellus suslicus averini* Migulin (Мигулин, 1927: 4). Тип: типы, по А. Мигулину (1927), № 140 и 141 из Русской Лозовой (4 и 6.06.1925); в ИЗК найдены экз. № 2200 (140) и

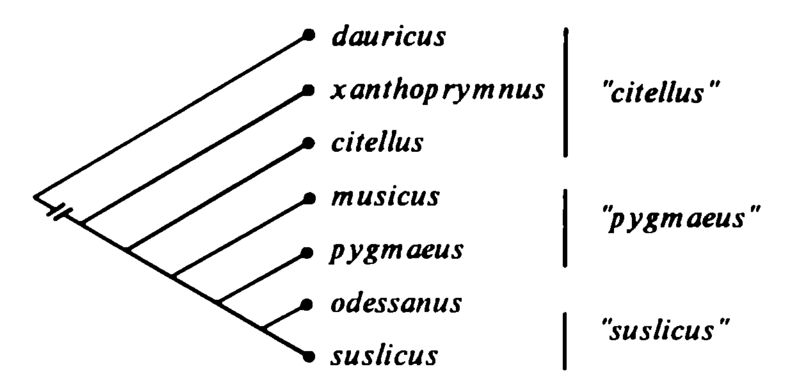


Рис. 3. Предполагаемые родственные отношения «малых» сусликов (подрод *Spermophilus* s. str.) и виды этой группы в традиционном понимании.

Fig. 3. Possible relationships among "small" sousliks (subgenus *Spermophilus* s. str.) and species of this group according to traditional viewpoint.

2201 (141); первый из них с этикеткой: «C. s. averini, Русская Лозовая, 6.06.1925, Мигулин» обозначается здесь как лектотип; в коллекции ЗММУ имеется экз. № S11359 (череп и шкурка) с этикеткой «самка № 126, Citellus suslica. Харьковская губ., 25.05.1925, череп! L=204, Ca=48, Pl=33, cotypus C. s. averini, А. Мигулин. М.4380», в оригинальном описании не упоминается. Типовое местонахождение: Украина, Харьковская обл., 30 км севернее Харькова, Русская Лозовая; в оригинале в таблице приводятся промеры 6 экз. этой формы из с. Русские Тишки.

Обсуждение и общие замечания. Подразделение крапчатых сусликов на два таксона видового ранга следует рассматривать прежде всего не как решение классификационных проблем, но как вскрытие серии новых, а по сути давно существующих вопросов эволюции группы «малых сусликов» и путей формирования фауны региона. Очевидно, что в ряду «*xanthoprymnus — citellus — odessanus — suslicus*» существуют общие закономерности географической изменчивости, однонаправленной на внутри- и межвидовом уровне. В этом ряду убывает число хромосом (2n=42—40—36—34), ареалы становятся более северными и более разорванными, размеры тела увеличиваются, яркость окраски нарастает. Эта закономерность целиком аналогична установленной ранее для политипических комплексов полевок трибы Arvicolini (Загороднюк, 1991) и землероек группы *Sorex "araneus"* (Загороднюк, Хазан, 1996). В этом свете среди малых сусликов эволюционно наиболее продвинутым выступает *S. suslicus*, а наиболее архаичным — малоазийский *S. xanthoprymnus* (рис.3).

Практически все исследователи отмечают крайне слабые отличия крапчатых сусликов от серого («малого»), а А. Нордман (1840), устанавливая *odessanus*, вслед за П. Палласом подчеркивает идентичность одесских сусликов с крымскими (т. е. с *S. pygmaeus*) и их близость к закавказским (т. е. к *S. xanthoprymnus*). Особенно остро проблемы таксономии и исторической биогеографии этой группы обозначились в работах И. Пидопличко (1951) и И. Пузанова (1958). Очевидно, что их нельзя решить в рамках анализа таксономической дифференциации только крапчатых сусликов, и в любом случае потребуется проводить сравнения с сусликом серым, *S. pygmaeus*. Последний по многим морфологическим признакам, включая и морфологию хромосом, сходен с южными *S. odessanus*. Хотя представление об относительно позднем вселении серого суслика в регион и кажутся наиболее логичными (как и многие другие степные виды, мигрировал с востока, но не

преодолел водной преграды — Днепра), палеонтологические данные заставляют нас отказаться от подобных гипотез, сменив их признанием долгой плейстоценовой истории сусликов Приднепровья и существования наравне с рецентными многих ныне вымерших видов и подвидовых форм: *S. fossilis ponticus*, *C. severskiensis*, *C. superciliosus palaeodesnensis*, *C. s. fulvoides*, *C. s. birulai*, *C. suslicus abbreviatus*, *C. pygmaeus gromovi*; при этом последняя форма отмечена на правом (!) берегу Днепра (Рековец, 1979). Кто первый и почему отнес сусликов Причерноморья к виду *Citellus suslicus* и почему долгое время вид «крапчатый суслик» подразделяли только на два подвида (из коих *C. s. suslicus* обозначали как населяющего всю степную зону от Дуная до Волги), похоронив в синонимах таксоны А. Мигулина и Е. Решетник (как в основной массе всесоюзных сводок, см. напр.: Кузнецов, 1965), теперь уже не так и важно.

Заключение. Схема вероятных путей пространственно-таксономической дифференциации малых сусликов представляется следующей (см. также рис. 3). В результате плейстоценовых похолоданий ареал сусликов в Восточной Европы сократился, центром формообразования стал закавказско-малоазийский зоогеографический узел. Форма, близкая к современным *S. xanthoprymnus* (2n=42), в результате фрагментации исходного ареала дала начало балканским *citellus* (2n=40, кратковременный Босфорский мост суши). Последующее их продвижение на равнины Восточной Европы (переход Прута) привело к становлению формы "*odessanus*", а восточнее — "*musicus*" (по 2n=36). Первые расселились на север до Волыни и на восток до Днепра, а, перейдя Днепровские пороги (становление *suslicus*, 2n=34), достигли Оки и Волги. Следом *pygmaeus* распространились на восток до Днепра и Днепр стал естественной границей ареалов *odessanus* и *pygmaeus*, а севернее — *odessanus* и *suslicus*. Молодой возраст видов, аллопатричные ареалы и слабая степень морфологической и генетической дифференциации при типичных для сусликов оседлости, демовой структуре поселений, зимней спячке и флуктуациях численности предопределили возникновение **транзитивной таксономической системы** (Загороднюк, в печати). Ее характерной чертой является единая для надвида однонаправленная географическая изменчивость всех признаков, от размеров и пропорций тела до выраженности крапа и числа хромосом, соответствующая путям исторического расселения группы, а также наличие гибридных популяций в местах контакта видовых ареалов.

Выражаем искреннюю признательность О.В. Дудкину и Е.Г. Вакаренко (Институт зоологии НАН Украины), С.И. Золотухиной (Центральный природоведческий музей НАН Украины), А.В. Борисенко (Зоологический музей Московского университета), Г.И. Барановой (Зоологический институт РАН), В.А. Лобкову (Зоологический музей Одесского университета), Ж.В. Розоре (Зоологический музей Киевского университета), за помощь в работе и предоставленные для анализа материалы, проф. Н.Н. Воронцову, Е.А. Ляпуновой (Институт биологии развития РАН), Л.И. Рековцу, В.А. Гайченко (Институт зоологии НАН Украины), В.М. Малыгину (Московский университет), В.П. Кораблеву (Биолого-почвенный институт РАН), и Н.Г. Черному (Каневский заповедник) за полезные замечания, высказанные при обсуждении результатов этого исследования. Мы благодарим Ю.П. Некрутенко за помощь в подготовке окончательной версии статьи. Исследование проведено в рамках проекта «Кариотипическая и морфологическая дифференциация политипических групп мелких млекопитающих Восточной Европы» (Международный научный фонд Дж. Сороса, № U6S000) и его результаты доложены на Международной научной конференции "Териофауна России и сопредельных стран" (Москва, февраль 1995 года).

Белянин А. Н., Гайченко В. А. Новые данные о хромосомных формах крапчатого суслика // Вид и его продуктивность в ареале: М-лы 4 Всесоюз. совещ. 3–7 апр. 1984 г. — Свердловск, 1984. — Ч. 1. (Млекопитающие). — С. 8–9.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Хромосомы сусликов Палеарктики (Citellus, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск, 1969. — С. 41 — 47.

Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Род Citellus / Наземные беличьи (Marmotinae).— М.; Л.: Наука, 1965. — С. 160—325.— (Фауна СССР. Т. 3. Млекопитающие. Вып. 2.).

Громов И. М. Род суслики — Citellus Oken, 1816 / Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб., 1995. — С. 98—132.

Загороднюк И. В. Пространственно-кариотипическая дифференциация серых полевок (Arvicolini, Rodentia) // Зоол. журн.- 1991. — **70**, вып. 1. — С. 99—110.

Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Крапчатые суслики (Spermophilus ex gr. suslicus) в Киевской области // Вестн. зоологии. — 1995. — N 4.- С. 86.

Загороднюк И., Хазан М. Филогения группы Sorex araneus: цитогенетический подход // Териофауна России и прилежащих стран: Мат-лы междунар. совещ. (Москва, 1995).- СПб., 1996. — С. 157—161.

Кораблев В. П., Ляпунова Е. А., Воронцов Н. Н. Повышенная изменчивость цитогенетических характеристик в искусственной популяции крапчатого суслика Spermophilus suslicus Guld. 1770 в Приэльбрусье // Генетика. — 1991. — **27**. — С. 154—159.

Кузнецов Б. А. Отряд Грызуны. Ordo Rodentia // Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. — М.: Просвещение, 1965. — С. 236- 346.

Мигулин А. А. Крапчатые суслики Украины // Тр. Харьк. о-ва испыт. природы. — Харьков, 1927. — **50**, вып. 2. — С. 45—48.

Мигулін О. О. Рід ховрахи — Citellus Oken, 1816 р. / Звірі УРСР (матеріали до фауни). — К.: Вид-во АН УРСР, 1938. — С. 354—369.

Орлов В. Н., Родова М. А., Котенкова Е. В. Хромосомная дифференциация сусликов подрода Citellus // Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. — Новосибирск, 1969. — С. 48—49.

Павлинов И. Я. Род Spermophilus F. Cuvier, 1825 — Суслики / Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. — С. 133—139. — (Сб. Тр. зоол. муз. МГУ, **25**).

Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М.: Наука, 1990. — 374 с.

Пузанов И. И. О некоторых закономерностях распределения систематических признаков крапчатого суслика // Проблемы зоогеографии суши.— Львов: изд-во Львовск. ун-та, 1958. — С. 203—209.

Рековец Л. И. К систематическому положению сусликов из верхнеплейстоценовых отложений Украины // Вестн. зоологии. — 1979. — N 1. — С. 35—41.

Решетник Е. Г. О новых подвидах крапчатого суслика Citellus suslica volhynensis subsp. nov. и Citellus suslica ognevi subsp. nov. // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. (отд. биол.). — 1946. — **51**, вып. 6. — С. 25—28.

Решетник Е. Г. Систематика і географічне поширення ховрахів (Citellus) в УРСР // Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР. — Київ, 1948. — **1**. — С. 84—113.

Сокур И. Т., Филипчук Н. С. Морфофизиологические особенности географических популяций малого и крапчатого сусликов // Вестн. зоологии. — 1977. — N 5. — С. 8—11.

Топачевский В.А. Слепышовые (Spalacidae). — Л.: Наука, 1969. — 248 с. — (Фауна СССР. Т. 3. Млекопитающие. Вып. 3).

Denisov V., Bielianin A., Jordan M., Rudek Z. Karyological investigations of two species Citellus (Citellus pygmaeus Pall. and Citellus suslicus Guld.) // Folia biol. — Krakow, 1969. — **17**, N3. — P. 169—175 (+ 5 plates).

Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S. Genus Citellus Oken, 1816 / Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. — Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. — P. 504—513.

Korablev V.P. Chromosomal differentiation of spotted ground squirrel Spermophilus suslicus Gueld. 1770 // Rodens & Spatium 4: Abstr. Intern. Conf. in Mikolajki. — Warszawa, 1993. — P. 51.

Guldenstaedt A. Mus suslica // Novi Comment. Acad. Imper. Petropol.— Petropoli, 1770. — **14** (**28**), N 1. — P. 389—402 (summary: p. 36).

Nordmann A. Catalogue Raisonne des Mammiferes de la faune Pontique / Observations sur la Faune Pontique. Mammalia // Voyage dans la Russie meridionale et la Crimee.— Paris: E. Bourdin et Cet., 1840. — **3**. — P. 9—65.

Pallas P. Descriptiones Quadrupedum et Avium // Novi Comment. Acad. Imper. Petropol. — Petropoli, 1770. — **14** (**28**), N 1. — P. 548—566(+).

Surdacki S. Untersuchungen auf zwei Populationen des Perlziesels (Citellus suslica Gueld.) im Lubliner Gebiet // Acta theriol. — 1958.— **2**, N 10. — P. 203—234.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 03.01.1995